牛洛河自然保护区东京龙脑香林群落特征研究

肖明昆　杜凡*　杨锦超　石明

(西南林业大学 林学院，昆明 650224)

摘要：东京龙脑香 *Dipterocarpus retusus* Bl. 是国家 I 级重点保护野生植物，是东南亚热带雨林的标志性树种。目前，有关该群落学的研究尚处于空白。近期发现于江城县牛洛河自然保护区的东京龙脑香林分布海拔超过 1000 m，是国内东京龙脑香林分布的最高海拔。该文通过实地踏查，采用典型选样法布设 4 个 30 m×30 m 的群落样地，和 20 个 10m×10m 的种群样方，记录样地内的物种及其株高、胸径、数量，群落特征等，通过分布区类型划分，群落物种多样性分析及种群年龄结构划分等方法，分析了东京龙脑香林群落学与种群学特征。结果表明：(1)样地中共记录种子植物 181 种，隶属 76 科、143 属，其中，热带性质科 58 科、热带性质属 126 属、热带性质种 162 种，科、属、种热带成分比例分别为 76.32%、88.11%、89.50%，表明该群落具有强烈的热带性质；(2)东京龙脑香群落物种多样性指数整体较高，多样性指数(dMa、H')在群落不同层次中均表现为灌木层>乔木层>草本层的特征；均匀度指数 Jsw 在不同层次中比较接近；优势度指数 D 表现为草本层>乔木层>灌木层。(3)乔木层重要值表明，东京龙脑香重要值最大，为 26.85，显示出绝对的优势，是该群落的优势种、建群种；　(4)东京龙脑香种群年龄结构为正金字塔型，表明该种群处于增长时期，为增长型种群。

关键词：东京龙脑香，区系，物种多样性，重要值，年龄结构，牛洛河自然保护区

DOI：10.11931/guihaia.gxzw201806003

The community characteristics of *Dipterocarpus retusus* forest in Niuluo River Natural reserve

XIAO Ming-kun，DU Fan*，YANGJin-chao，SHI Ming

(*College of Forestry*，*Southwest Forestry University*，Kunming　650224，China)

Abstract: *Dipterocarpus retusus* Bl. is state's key protected wild plant. It is the representative species in tropical rainforest of Southeast Asia. Our study aims to elucidate the community characteristics of *Dipterocarpus retusus* forest which has not yet studied before. Four community plots (30 m×30 m) and 20 population plots (10m×10m) were typically sampled in the *Dipterocarpus retusus* forest distributed in Niuluo River Natural reserve in Jiangcheng County. The height, DBH (diameter at breast height), numbers and community characteristic of all the spermatophyte species were recorded. We evaluated the distribution types, species diversity and population age structure. The results showed that: (1) 181spermatophyte species belonging to 143genera, 76 families were recorded. *Dipterocarpus retusus* community was dominated by tropical floristic elements, of which 58 families, 126genera and 162species were all belonging to tropical flora and the ratio were as high as 76.32%, 88.11% and 89.50%, respectively. (2) Species diversity indices are varied in different stand layers: Richness index and Shannon-Wiener diversity showed shrub layer＞tree layer＞herb layer, while Simpson index showed opposite trend shrub layer＜tree layer＜herb layer and Pielou index is similar in different stand. (3) *Dipterocarpus retusus* is the donimant species in the community with the highest important value of 26.85 in tree layer. (4) The age structure of *Dipterocarpus retusus* population had a positive pyramidal type which indicated that the populaiton structure is growing.

Key words: *Dipterocarpus retusus*，community，population，important value，age structure，Niuluo River Nature Reserve

植物群落是维持生态系统稳定和持续生产的物质基础(张晓龙等，2017)。群落物种组成、多样性及群落结构既是对生态环境的响应，也是植物生物学特征和生态学特性的综合表现，可以表征群落的稳定性及生境差异性(蒋志刚等，1997；张金屯，1995)。植物区系是某一地区(或是某一时期，某一分类群) 的所有植物的总和，是植物界在一定自然地理环境作用下，发展演化的结果，是自然地理环境的反应及植物分类的重要依据（修晨等，2014）。因此，研究某一地区植物区系，对于了解该地区植被分布特征具有十分重要的意义。物种多样性是表征群落学的重要指标，在反映植物群落的生境差异、群落结构组成和稳定性程度

收稿日期：2018-06-02
基金项目：国家自然科学专项基金（20166095）[The Special Funds of the National Natural Science Foundation of China(20166095)]
作者简介：肖明昆（1993-），男，云南曲靖人，在读硕士研究生，主要从事植物分类与分布研究，(E-mail)530066351@qq.com
*通讯作者：杜凡，教授，博士生导师，主要从事植物学、竹类和生物多样性研究(,E-mail)kmdufan@163.com

等方面具有重要的意义（金慧等，2015）。植物种群的年龄结构是指不同年龄组的个体在种群内的比例和配置情况（李博，2000），不仅能反映种群个体数量的多少、分布状况，也能反映种群的发生发展动态（韩璐等，2014）。因此，查明东京龙脑香群落组成和物种多样性特征，能够在理论上了解自然保护区东京龙脑香群落现状，并对种群的保护和管理具有重要意义。

龙脑香科植物作为东南亚雨林的上层优势树种，具有很重要的生态学地位，并且具有巨大的经济价值（路信等，2010）。东京龙脑香(*Dipterocarpus retusus*)是龙脑香科(Dipterocarpaceae)龙脑香属(*Dipterocarpus*)高大乔木，属国家I级重点保护野生植物(国家林业局和农业部，1999)，主要分布于云南东南部的河口、金平、屏边、绿春、江城(李先江下游)及西部(盈江县)和西藏东南部等(中国科学院中国植物志编辑委员会，1992)。文献记载东京龙脑香林分布于海拔500 m以下沟谷，有时可上升到700 m(杨宇明等，2012; 王达明等，1985)。笔者调查到云南牛洛河自然保护区东京龙脑香林分布于海拔1 000~1 100 m范围内，这是目前东京龙脑香林分布的最高海拔。目前，有关龙脑香科物种望天树(*Parashorea chinensis*)、坡垒(*Hopea hainanensis*)、青梅(*Vatica mangachapoi*)等相关群落特征研究已较为广泛，但对东京龙脑香的群落特征研究少见。本文选取牛洛河自然保护区东京龙脑香作为研究对象，首先通过分析群落区系构成，了解群落结构特征。其次通过群落物种多样性指数，揭示群落物种多样性变化规律。并运用种群年龄结构模型分析东京龙脑香未来种群数量动态，揭示东京龙脑香种群数量动态变化趋势，为该物种资源的保护与可持续利用提供科学依据。本次在牛洛河保护区调查到的东京龙脑香林是目前国内的最高分布海拔记录。这对确定云南热带雨林类型和云南热带区域的界线及范围具有重要意义(杨宇明等，2012)，可作为今后营造东京龙脑香林的种源及选择立地的依据，也是今后研究较高海拔东京龙脑香种群及其森林群落的重要基地。

1 研究区域概况

牛洛河自然保护区地处云南省江城县南部，地理坐标为23°19'23"~23°45'50"N，101°50'3 "~102°21'32"E，是中国内地典型的热带生物地理区域、许多东南亚典型的热带生物分布于该区域，在中国植物、植被的研究和保护中有重要地位（杨宇明等，2017），海拔范围879 ~1431 m，年平均气温18.7 ℃，多年平均降雨量2 283 mm，海拔高差小，但高温高湿，雨量充沛。

2 研究方法

2.1 样地的设置与调查内容

研究区包括3个东京龙脑香群落片段（F1、F2、F3），呈带状分布于海拔1025~1037 m湿润沟箐边，其中 F1、F3面积较小，约0.1 hm^2，F2面积较大约1hm^2。根据地形地貌及群落面积大小采用典型选样法布设4个30×30 m的群落样地，并在群落样地中按梅花形布设10×10 m的种群样方。其中F2含2个群落样地的10个种群样方， F1、F3各含1个群落样地和5个种群样方。群落样地记录坡向、坡度、海拔、GPS、小地形特征等生境因子，记录物种名称、胸径、高度、盖度、株（丛）数、生活力、物候等因子，并对样地内胸径≥5 cm的乔木进行每木检尺。种群样方仅调查东京龙脑香的株数、高度、胸径、生长状况等因子。

表1 东京龙脑香林样地基本信息

Table 1 Basic Information of Sample plots of *Dipterocarpus retusus* forest

样地号 plot number	GPS	海拔 Altitude (m)	坡向 Aspect	坡度 Slope (°)	小地形 microtopography	种数 Number
S1	22°24'38.95" N 101°53'53.29"E	1031	WS	10~15	低山，沟边，下平上陡 Low mountain，channel endge，Lower slope is flat and upper slope is deep	78
S2	22°24'36.25" N 101°53'48.61" E	1037	ES	20~30	下部靠近沟箐，上部近山脊 Downside nearby the channel endge，upside nearby the ridge	94
S3	22°25'0.34" N 101°53'30.80" E	1025	ES	10~30	沟边，下平上陡 Channel endge，Lower slope is flat and upper slope is deep	83
S4	22°24'35.62" N 101°53'51.68" E	1034	ES	20~30	下部靠近沟箐 Downside nearby the channel endge	87

2.2 数据分析方法

2.2.1 科属种区系分析

科和属的分布区类型按照吴征镒院士等的方法划分(吴征镒等，2003；吴征镒，1991)；种依据《云南植物志》、《中国植物志》和《Flora of China》，确定每一种的自然分布范围，划分其区系成分，同时结合李海涛（2008）、李锡文（1995），将分布于我国南方特别是广西、贵州南部、四川南部、海南、云南南部的特有种归为热带成分，也参考朱华的方法(朱华，1993)。

2.2.2 物种多样性测定

群落物种多样性测定选用优势度指数、多样性指数、均匀度指数、丰富度指数 4 项指标。计算公式(马克平，1994) 如下：

Margalef 丰富度指数$(d_{Ma})=(S-1)/\ln N$

Simpson 优势度指数 $D=1-\sum_{i}^{s}p_i^2$

Shannon-Wiener 多样性指数$(H')=-\sum_{i-1}^{s}pi*\ln(pi)$

均匀度指数 Pielou 指数$(Jsw)=-H'\mathrm{n}S$

式中，S 为样地中物种数，N 为群落中所有种的总个体数，$N=n_1+n_2+\cdots,+n_i$; pi 为第 i 个种的个体数占样地中所有种的总个体数的比例，即 $p_i=n_i/N$。

2.2.3 重要值分析

重要值是衡量群落中物种相对重要性的综合指标，由相对多度、相对频度、相对优势度三项特征指标数值综合量化而成(王俊峰等，2015，孙儒泳等，1993；马晨晨等 2017)。文中重要值分析仅涉及乔木树种。

重要值 IV=(相对多度+相对频度+相对优势度)/ 3

相对频度= (某个种在全部样地中的频度和/所有种频度之和) × 100

相对优势度=(某个种的胸高断面积/样地中全部个体胸高断面积总和) ×100

胸高断面积= $\pi\times(DBH/2)^2$

式中，π 为圆周率，DBH 为胸径，相对多度=(某个种的个体数/全部植物的个体数) ×100；

2.2.4 东京龙脑香径级划分

东京龙脑香种群年龄结构特征(孙儒泳等，1993)。根据东京龙脑香生长规律和生活史特点，采用径级代替龄级的方法，结合其高度(H)及胸径(DBH)因子，将种群划分为 6 级。I 级：幼苗，0<H<50 cm；II 级：幼树，H≥50 cm，DBH<5 cm；III.级：小树，5 ≤DBH<10 cm；IV 级：中龄树，10≤DBH<20 cm；V 级：成年树，20≤DBH<40 cm；VI.级：大树，DBH≥40 cm。

3 结果与分析

3.1 区系成分

在 4 个群落样地中共记录维管植物 204 种，隶属 161 属 90 科，其中种子植物 181 种，隶属 143 属 76 科，双子叶植物 137 种，隶属 108 属 60 科；单子叶植物 43 种，隶属 34 属 15 科；裸子植物 1 科 1 属 1 种。

科的区系成分分析：牛洛河东京龙脑香群落科成分组成隶属 8 个分布区类型(表 2), 其中泛热带分布 41 科，占总科数 53.95%；世界分布 11 科,占总科数 14.47%。而其余分布区类型如北温带分布、东亚和北美洲间断分布仅占总科数的 6.58%和 2.63%，占比不大。由此可见，在科级水平上，具有较强的热带起源性质。

属的区系成分分析：牛洛河东京龙脑香群落属成分组成隶属 10 个分布区类型和 7 个变型(表 2), 其中以泛热带分布和热带亚洲(印度-马来西亚)分布类型占优势，分别为 38 属和 37 属，占总科数的 26.57%和 25.87%。热带亚洲(印度-马来西亚)分布类型如油丹属(*Alseodaphne*)、红光树属(*Knema*)、隐翼属(*Crypteronia*)等，泛热带分布类型如马兜铃属(*Aristolochia*)、胡椒属(*Piper*)、算盘子属(*Glochidion*)等。由此可见，属级水平同科级水平区系成分相似，表明该区在科属水平上均具有较强的热带亲缘关系。

种的区系成分分析：牛洛河东京龙脑香群落物种成分组成有 6 个分布区类型和 8 个变型(表 2), 以热带亚洲(印度-马来西亚)分布和越南(或中南半岛)至华南(或西南)分布类型占优势，分别有 52 种和 31 种，占 28.73%和 17.13%。热带亚洲(分布类型如紫金牛(*Ardisia japonica*)、蘘荷(*Zingiber mioga*)、薯蓣(*Dioscorea opposite*)等，越南至华南分布类型如单果石栎(*Lithocarpus gagnepainianus*)、盖裂木(*Talauma hodgsonii*)、红光树(*Knema furfuracea*)等。总体区系成分来看，热带成分所占比例为 89.50%，温带成分所占比例为 9.39%。由此可见，在种级水平，该植物区系热带性成分比例较科属更高，具有更强烈的热带性质，且以热带亚洲(印度-马来西亚)为主，表明该植物区系具有较强的马来西亚亲缘。

综上所述：东京龙脑香林群落物种组成无论从科级水平、属级水平还是种级水平看均具有较强的热带性质，表明该区为热带起源。

表 2　东京龙脑香林科、属、种分布区类型

Table 2　Distribution type of families, genera and species of *D. retusus* forest

分布区类型 Distribution type	科数 No.of family	百分比 Rate (%)	属数 No.of genera	百分比 Rate (%)	种数 No.of species	百分比 Rate (%)
1 世界分布 Cosmopolitan	11	14.47	4	2.80	2	1.10
2 泛热带分布 Pantropi c	41	53.95	38	6.57	1	0.55
2.1 热带亚洲、大洋洲(至新西兰)和中、南美洲(或墨西哥)间断分布 Trop. Asia,Australasia (to N. Zeal.) & C. to S. Amer. (or Mexico) disjuncted	—	—	—	—	3	1.66
2.2 热带亚洲、非洲和中、南美洲间断分布 Trop. Asia, Africa & C. to S. Amer.disjuncted	—	—	2	1.40	—	—
3 热带亚洲和热带美洲间断分布 Trop .Asia &Trop .Amer .disjuncted	8	10.53	7	4.90	—	—
4 旧世界热带分布 Old World Tropics	2	2.63	17	11.89	1	0.55
4.1 热带亚洲、非洲(或东非、马达加斯加)和大洋洲间断分布 Trop. Asia.,Africa (or E. Afr., Madagascar) & Australasia disjuncted	—	—	2	1.40	—	—
5 热带亚洲至热带大洋洲分布 Tropical Asia & Trop. Australasia	2	2.63	11	7.69	21	11.60
6 热带亚洲至热带非洲分布 Trop. Asia to trop. Africa	—	—	6	4.20	1	0.55
7 热带亚洲(印度-马来西亚)分布 Trop. Asia (Indo-Malesia)	5	6.58	37	25.87	52	28.73
7.1 爪哇(或苏门答腊)、喜马拉雅间断或星散分布到华南、西南 Java(or Sumatra) , Himalaya to S., SW. China disjuncted or diffused	—	—	2	1.40	3	1.66
7.2 热带印度至华南(尤其云南南部)分布 Trop. India to S. China (esp. S. Yunnan)	—	—	2	1.40	17	9.39
7.3 缅甸、泰国至华西南分布 Burma, Thailand to SW. China	—	—	—	—	14	7.73
7.4 越南(或中南半岛)至华南(或西南)分布 Vietnam (or Ido-Chinese Peninsula) to S. China(or SW. China)	—	—	2	1.40	31	17.13
15a 中国特有热带成分 China has a tropical component	—	—	—	—	18	9.94
热带成分小计（2-15a）Tropical component subtotal（2-15a）	58	76.32	126	88.11	162	89.50
8 北温带分布 North Temperate	5	6.58	2	1.40	—	—
8.4 北温带和南温带间断分布“全温带” N. Temp. & S. Temp. disjuncted. ("Pan-temperate")	—	—	1	0.70	3	1.66
9 东亚和北美洲间断分布 E. Asia & N. Amer. Disjuncted	2	2.63	5	3.50	—	—
14 东亚分布 E. Asia	—	—	3	2.10	—	—
14.1 中国-喜马拉雅分布 Sino-Himalaya(SH).	—	—	2	1.40	—	—
14.2 中国-日本分布 Sino -Japan(SJ)	—	—	—	—	5	2.76
15b 中国特有温带分布 China has a temperate distribution	—	—	—	—	9	4.97
温带成分小计（8-15b）Temperate component subtotal（8-15b）	7	9.21	13	9.09	17	9.39
合计 Total	76	100	143	100	181	100

3.2 群落物种多样性指

在牛洛河自然保护区内的 3 个东京龙脑香分布点，分布于海拔 1025~1037 m 沟箐边，坡度 10° ~30°。从上到下可划分为 3 个层次，即乔木层上层、下层，灌木层，草本层。乔木上层树高 20 m 以上，树冠高举乔木下层之上，盖度 30%~50%，主要是高大的东京龙脑香，混有华南石栎(*Lithocarpus fenestratus*)、毛叶油丹(*Alseodaphne andersonii*)、肉实树(*Sarcosperma arboretum*)等。乔木下层高 5~20 m，盖度 50%~60%。灌木层高 1.5~5.0 m，盖度 30%~40%，主要物种东京龙脑香。由此可见，无论是乔木层还是灌木层东京龙脑香的优势度均较高，。草本层一般高约 1 m，偶有高达 5 m 左右的野芭蕉。不同地段变化较大，盖度 25%~50%。层间物种较少，仅有少量的如爬树龙(*Rhaphidophora decursiva*)、石仙桃(*Pholidota chinensis*)、伏石蕨(*Lemmaphyllum microphyllum*)、巢蕨(*Neottopteris nidus*)等。从群落外貌看，乔木上层有部分落叶树种，如建水阔叶槭(*Acer oblongum*)，有较明显的季相变化，乔木下层及以下终年常绿。

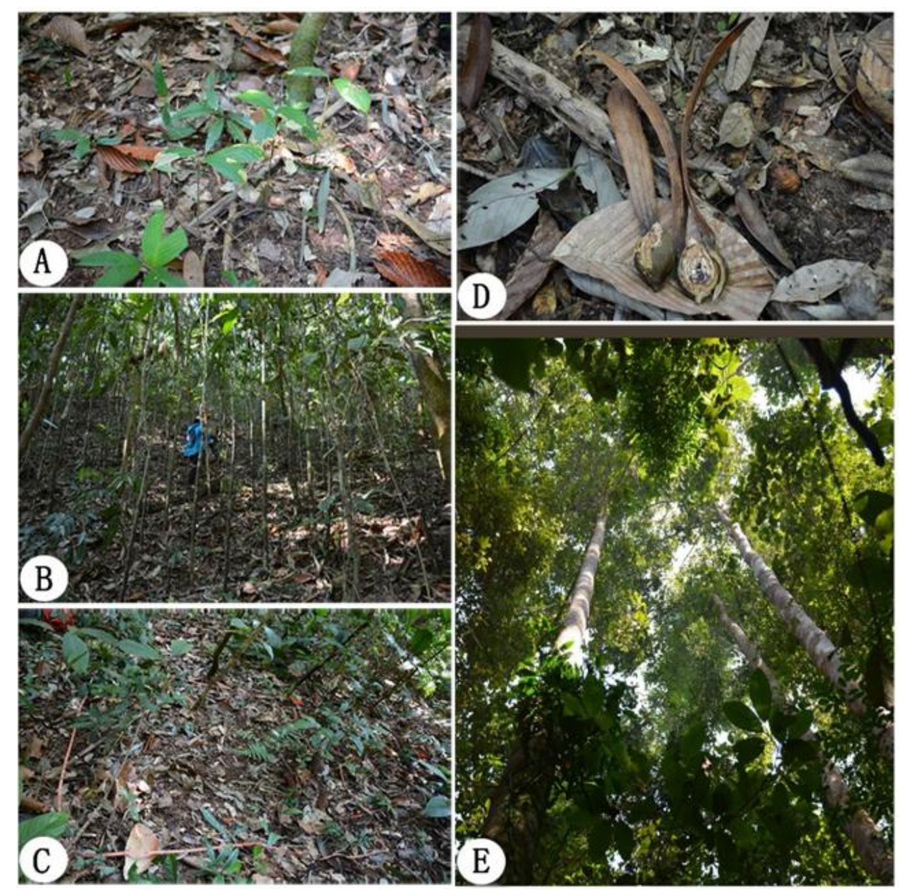


图 1　东京龙脑香林基本情况

Plate 1　Basic situation of *D. retusus* community

A.东京龙脑香幼苗；B. 中龄幼树；C. 小样方；D. 被啃食的果实；E. 成年东京龙脑香。

A.seedlings of *D. retusus*；B. Middle-aged saplings；　C. Plots. D. The fruit eaten by animals；　E. Adult *D. retusus.*

表 3 东京龙脑香林各层物种多样性指数

Table 3 *D. retusus* forest，shrub and herb layer of the Pseudotsuga sinensis community

层次 Layer	样地 Sample plot	多样性指数 Diversity index			
		d_{Ma}	D	*H′*	*Jsw*
乔木层 Tree	S1	5.11	0.82	3.29	1.08
	S2	6.21	0.58	3.39	1.04
	S3	5.03	0.86	2.47	0.80
	S4	4.40	0.45	2.96	1.04
灌木层 Shrub	S1	5.20	0.64	3.47	1.08
	S2	8.02	0.13	3.66	0.98
	S3	5.52	0.87	2.79	0.81
	S4	5.52	0.67	3.49	1.07
草本层 Herb	S1	4.99	0.93	2.96	0.88
	S2	4.05	0.94	2.90	0.92
	S3	4.90	0.95	3.13	0.93
	S4	6.19	0.96	3.39	0.94

由表 3 可知，乔木层物种丰富度指数 d_{Ma} 值在 4.40~6.21 之间，S2 达到最大值。优势度指数 0.45~0.86 差异明显，多样性指数整体较高；灌木层的物种丰富度指数 d_{Ma} 为 5.20~8.02，差异较大，S2 的灌木层多样

性指数 d_M、H'均达到最大，为 8.02、3.66，其他样地间差异较小；草本层物种丰富度指数 4.05~6.19，S4 达到最大值。

从群落结构上来看群落 F1 与 F2 的 d_{Ma} 和 *H'*指数表现为灌木层>乔木层>草本层，D 指数表现为草本层>乔木层>灌木层，Jsw 指数表现为乔木层>灌木层>草本层。群落 F3 的 d_{Ma}、*H'*、D 指数均表现为草本层>灌木层>乔木层，*Jsw* 指数为灌木层>草本层>乔木层。

3.3 乔木层物种重要值

乔木层物种计 59 种 424 株，重要值大于 1 的物种计 22 种 352 株（表 4），重要值之和为 75.73。其中东京龙脑香重要值最大，为 26.85，其次是毛叶油丹、长柄油丹、肉实树分别为 4.68、4.58、4.45，均较东京龙脑香重要值小，由此可见东京龙脑香占绝对优势，是该群落的建群种，其他物种作为伴生种。

群落重要值大于 1 的 22 种树种中，15 种为热带亚洲(印度-马来西亚)分布，如叶轮木、肉实树、木奶果、毛叶油丹等；4 种为热带亚洲至热带大洋洲分布，如云树、隐翼、光叶桑、割舌树等。由此可见群落乔木层树种以热带亚洲成分为主。

表 4　东京龙脑香林重要值大于 1 的物种

Table 4　The important values greater than 1 in *D. retusus* forest

物种 Species	株数 Number	相对多度 Relative abundance (%)	相对频度 Relative frequency (%)	相对优势度 relative dominance (%)	重要值 Importa nt value (%)
东京龙脑香 *Dipterocarpus retusus*	134	31.60	2.82	46.13	26.85
毛叶油丹 *Alseodaphne andersonii*	23	5.42	2.82	5.81	4.68
长柄油丹 *Alseodaphne petiolaris*	17	4.01	2.82	6.52	4.45
肉实树 *Sarcosperma arboreum*	18	4.25	2.82	5.60	4.22
琼楠 *Beilschmiedia intermedia*	13	3.07	2.11	4.43	3.20
红光树 *Knema furfuracea*	16	3.77	2.82	2.33	2.97
云树 *Garcinia cowa*	15	3.54	2.11	2.53	2.73
木奶果 *Baccaurea ramiflora*	12	2.83	2.82	1.96	2.54
马肾果 *Aglaia testicularis*	12	2.83	2.82	1.63	2.43
华南石栎 *Lithocarpus fenestratus*	11	2.59	2.11	2.50	2.40
岭罗麦 *Tarennoidea wallichii*	13	3.07	2.11	1.46	2.21
小叶红光树 *Knema globularia*	11	2.59	2.11	1.60	2.10
光叶桑 *Morus macroura*	9	2.12	2.82	1.27	2.07
秋枫 *Bischofia javanica*	8	1.89	2.82	1.19	1.97
山韶子 *Nephelium chryseum*	9	2.12	2.11	1.20	1.81
叶轮木 *Ostodes paniculata*	6	1.42	2.11	1.35	1.62
毛叶岭南酸枣 *Spondias lakonensis* var. *hirsutus*	4	0.94	1.41	1.92	1.42
隐翼 *Crypteronia paniculata*	5	1.18	2.11	0.82	1.37
割舌树 *Walsura robusta*	5	1.18	1.41	1.09	1.23
滇南插柚紫 *Linociera insignis*	5	1.18	1.41	1.03	1.21
单果石栎 *Lithocarpus gagnepainianus*	3	0.71	1.41	1.46	1.19
倒卵叶枇杷 *Eriobotrya obovata*	3	0.71	2.11	0.34	1.05
合计	352				75.73

3.4 种群年龄结构

种群年龄结构图是对该种群现状的客观反映，同时，也可以直观的体现该种群的未来发展变化趋势。年龄结构图通常分为增长型(典型金字塔形)、稳定型(钟形)和衰退型(壶形)(薛建辉，2006)、衰退型（）三类。将种群样方中的东京龙脑香进行分级统计，结果如图 2 所示。

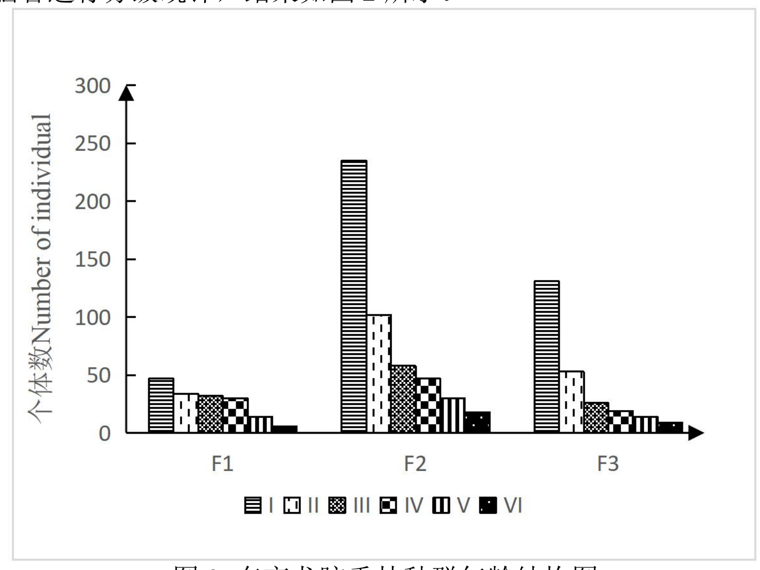


图 2 东京龙脑香林种群年龄结构图

Plate 2 Age structure of *D. retusus* population

东京龙脑香 I 级个体有 413 株，II 级 189 株，III 级 116 株，IV 级 96 株，V 级 58 株，VI 级 33 株。I 级所占比例最大，为 45.63%，VI 级所占比例最小，为 3.64%，II 级所占比例为 20.88%，III、V 级占比分别为 12.81%和 10.61%。

F1 片段种群年龄结构表明 II 龄级和 IV 龄级个体数相差较小，表明东京龙脑香种内、种间竞争基本处于平衡，生存空间及生存资源已经不再是影响种群数量的主要原因，种群处于稳定时期。

F2 片段种群年龄结构呈金字塔型，种群处于增长时期。I 级个体数量 235 株有 102 株过渡到 II 级，死亡率 56.60%，II 级到 III 级死亡率 43.14%，III 级到 IV 级 18.97%，IV 级 V 级死亡率 36.17%，V 级到 VI 级死亡率 40%，群落幼苗数量充足但死亡率较高。

F3 片段种群年龄结构也呈金字塔型，I 级级到 II 级死亡率 59.54%，II 级到 III 级死亡率 50.94%，III 级与 IV 级与 IV 级 V 级死亡率接近分别为 26.92%、26.32%，V 级到 VI 级死亡率 35.71%，死亡率总体较高。

综上所述，保护区东京龙脑香种群总体处于增长阶段，为增长型种群，但都有较高的死亡率。I 龄级到 VI 龄级个体数依次递减，I 龄级到 II 龄级个体数波动最大，枯死木多，表明幼苗数量充足，但其很难过渡到 II 龄级；II 龄级至 IV 龄级死亡个体逐渐减少，东京龙脑香个体生长对生存空间及生存资源需求增大，种内及种间竞争使种群死亡率维持在一个较高而相对稳定的水平。

4 讨论与结论

(1)区系构成

东京龙脑香林植物区系中，热带分布科占总科数的 76.32%，热带分布属占总属数的 88.11% ，热带分布种占总种数的 89.50%，在科级、属级及种级水平上都以热带成分占优势，表现出强烈的热带性质，证实了该区属于中国典型热带生物地理区域。在热带分布属种中，以热带亚洲类型最多，显示了较强烈的热带亚洲亲缘。

地理位置上牛洛河东京龙脑香林与西双版纳龙脑香林毗邻，在植物区系组成上表现为即相同又有区别。相同是它们属于同一热带雨林群系，都是东南亚龙脑香林的热带北缘类型。区别西双版纳龙脑香林热带分布科占总科数的 78.9%，热带分布属占总属数的 94.1%，热带分布种超过总种数的 90%（朱华，1993），科级、属级及种级水平，热带性质比例都较牛洛河东京龙脑香林略高；牛洛河东京龙脑香林上乔木层高度 45m 以下，相比西双版纳龙脑香林乔木层高度 70m 显得低矮，这些不同与牛洛河龙脑香林的纬度偏北，海拔较高有着极大的关系，其他原因有待进一步研究。

(2)群落多样性指数

多样性指数受立地条件（地形、气候、土壤、水文），林分密度及人为干扰等因素影响，调查发现群落 F2 相对 F1、F3 的乔木层丰富度指数高，但草本层的多样性指数低，主要是因为乔木层的发育影响林下

草本层的发育，这与我们实地调查的情况也是相符的。F1、F2 的 d_{Ma} 和 H'指数均表现为灌木层>乔木层>草本层。但成因不同，经实地调查发现 F1 灌木和草本得以优势发育，主要原因是乔木层受到人为破坏林内郁闭度降低，解除了光照水分等对灌木和草本的限制，而 F2 是由于林下东京龙脑香的幼龄阶段个体数量居多。F3 草本层 d_{Ma} 和 H'指数最高，原因是 S3 位于群落边缘且上方是林窗，草本的快速生长无法为木本植物幼苗生长提供相对有利的环境。F3 灌木层优势度指数 D 比 F1、F2 高亦是由于林窗形成的小环境利于种子的萌发及幼苗的生长。

(3)重要值结构

群落乔木物种重要值表明：东京龙脑香的重要值为 26.85 远大于其它物种，是群落主要优势种。其它物种如毛叶油丹、长柄油丹、肉实树等虽重要值排名靠前，但只能作为伴生种。一方面是东京龙脑香种子大且含水量高，借助风力传播的距离有限，多散落于母树周围，因此东京龙脑香的分布区域较为集中，幼龄阶段数量居多，生长快，林下郁闭度高，光照少，不利于其他物种的生长。另一方面是小生境的特殊原因，还是东京龙脑香对该生境的长期适应的结果等有待进步一研究。

(4)种群年龄结构

东京龙脑香群落属于增长型种群。该群落具有持续更新的能力，在一定时间内东京龙脑香仍为该群落的优势种。但伴随的是高出生率与高死亡率，调查表明东京龙脑香群落幼苗数量多，但大树稀少，反应出东京龙脑香从上一龄级到下一龄级，死亡率高的特点，特别是I龄级过渡到II龄级只有极少部分能幸存下来，考虑是其自身生理机制造成，因此，了解东京龙脑香生理机制是维持种群稳定发展、提高幼苗存活率的关键；另一方面考虑其高死亡率是极端生境造成的，幼龄阶段个体数较多，是其种子萌发率高还是产生种子数量多等尚有待研究。

致谢 对江城县林业局和牛洛河自然保护区工作人员在外业调查中的大力支持，其他同学协助外业调查和标本鉴定，在此表示衷心感谢！

参考文献

Chinese Botanical Society Editorial Board of Chinese Academy of Sciences， 1990． Flora of China [M]． Beijing：Science Press，50（2）：116．[中国科学院中国植物志编委会，1990．中国植物志[M]．北京：科学出版社，50（2）：116.]

HAN L， WANG JQ， WANG HZ， et al， 2014． The population structure and dynamics of *Populus euphratica* at the upper reaches of the Tarim River[J]． Acta Ecol Sin， （16）： 4640-4651． [韩路，王家强，王海珍，等，2014． 塔里木河上游胡杨种群结构与动态[J]． 生态学报，（16）： 4640-4651．]

Kunming Institute of Botany，Chinese Academy of Sciences，1997，Flora Yunnanica (Vol.5)[M]．Beijing： Sci Press，1-870．[中国科学院昆明植物所. 云南植物志 (卷 5)[M]．北京: 科学出版社，1-870.]

JIANG ZG， MA KP， HAN XG， 1997. Conservat ion biology[M]． Hangzhou： Zhejiang Science and Technology Press． [蒋志刚， 马克平， 韩兴国， 1997． 保护生物学[M]．杭州：浙江科学技术出版社.]

JIN Hi，ZHAO Y，ZHAO W，et al， 2017．Elevational changes in species diversity and similarity analysis of a *Rhododendron* chrysanthum community on Changbai mountain[J]. Act a Ecol Sin, 35(1)：125-133 [金慧，赵莹，赵伟，尹航，等. 长白山牛皮杜鹃群落物种多样性的海拔梯度变化及相似性[J]. 生态学报, 35(01):125-133.

LI XW， 1995． A floris ticstudy on the seed plants from tropical Yunnan[J]． Acta Bot Yunnan, (2):115-128． [李锡文，1995. 云南热带种子植物区系[J].云南植物研究，(2):115-128.]

LI HT，DU F，WANG J，2008．Studieson floristics of seed plantsinYuanjiang nature reservein Yunnan Provinc[J]．J Trop Subtrop Bot，16（5）：446-451．[李海涛，杜凡，王娟，2008．云南省元江自然保护区种子植物区系研究[J]．热带亚热带植物学报，16（5）：446-451.]

LI B， 2000． Ecology[M]． Beijing： Higher Education Press： 46． [李博， 2000． 生态学[M]． 北京：高等教育出版社：46．]

LU X， LAN QY，YANG MZ，2010． Research advancement of Ditpercoarpaceae seeds characteristics r[J]． seed 29(5):46-50. [路信,兰芹英,杨明挚. 龙脑香科植物种子特性的研究进展[J]. 种子，2010，29(5):46-50.]

Ministry of Forestry and Agriculture， 1999． National wild plants list for protection (I)[J]， Chin J Plant， (5): 4-11．[国家林业局和农业部，1999．国家重点保护野生植物名录(第一批)[J]，植物杂志，(5):4-11.]

MA CC，DAI J，XIAO ZQ，et al，2017．Community structure and distribution of minimum population species of *Myrastica yunnannesis*[J]. Guihaia, 37(06):783-709．[马晨晨，代俊，肖之强，等，2017．极小种群物种云南肉豆蔻的群落结构及其种群现状[J]．广西植物．37(06):783-790.]

SUN RY，LI B，ZHU GY，et al，1993．General Ecology[M]．Beijing: Higher Education Press: 46．[孙儒泳，李博，诸葛阳，等，1993．普通生态学[M].北京：高等教育出版社.]
TAO GD，TONG SQ，1982．Materials For Chinese Ditpercoarpaceae[J]．Acta Bot Yunnan, (4):345-346．[陶国达，童绍全，1982. 中国龙脑香科资料[J]，云南植物研究，(4):345-346.]
WANG DM，YANG SZ，ZHU RX，1985．The Dipterocarpaceae forests in Yunnan provnce[J]．Acta Phytoecologica Sinaca, (01):32-45. [王达明，杨绍增，朱荣兴，1985．云南的龙脑香林[J]. 植物生态学与地植物学丛刊，(01):32-45.]
WU ZY，1991．The distribution types of Chinese seed plants [J]． Acta Bot Yunnan, 13(Supplement)：l 一 139．[吴征镒，1991．中国种子植物属的分布区类型[J]．云南植物研究，13(增刊)：1 一 139.]
WU ZY，ZHOU ZK，LI DZ，et al，2003．The areal-types of the world families of seed plants[J]，Acta Bot Yunnan, (3):245-257．［征镒，周浙昆，李德铢，等，2003. 世界种子植物科的分布区类型系统[J]，云南植物研究，(3):245-257.]
WANG JF， ZHENG XX， 2015． Evergreen broad-leaved forest secondary forest species diversity community succession sanming of Fujian[J]． J Northwest Forestry University30(05):39-45．[王俊峰，郑小贤，2015．福建三明常绿阔叶次生林物种多样性及群落演替[J]．西北林学院学报，30(5):39-45.]
XUE JH，2006．Forest Ecology[M]．Beijing: China Forestry Press: 78-80．[薛建辉，2006． 森林生态学[M]．北京: 中国林业出版社, 78~ 80.]
XIU C，OUYANG ZY，ZHENG H，2014. Flora analysis of riparian vegetation in Yongding-Haihe river system，China[J]. Act a Ecol Sin 34(6):1535-1547. [修晨，欧阳志云，郑华. 北京永定河-海河干流河岸带植物的区系分析[J]. 生态学报，2014，34(06):1535-1547.]
YANG SZ，WANG DM，ZHU RX，1983．Yunnan Dipterocarpaceae tree species[J]．J West China Forestry Sci，(01):1-13．[杨绍增，王达明，朱荣兴，1983．云南的龙脑香科树种[J]．云南林业科技，(01):1-13.]
YANG YM，WANG J，PEI SJ，et al，2012．Yunnan province comprehensive biogeographic division[C]. National Biodiversity Conservation And Continued Use Of Seminars．[杨宇明，王娟，裴盛基，等，2012．云南省综合生物地理区划[C]. 全国生物多样性保护与持续利用研讨会.]
ZHANG JQ，WANG LZ，1985．Geographic distribution of Dipterocarpaceae[J]. Chin Bul Bot, 3(5): 1-8．[张金泉，王兰州，1985 龙脑香科植物的地理分布[J]. 植物学通报, 3(5):1-8.]
ZHANG JL，1989．Main timber in Xishuangbanna(一) [M]．Beijing： Forestry Press：22-30．[张景良. 1989. 西双版纳主要木材(一)[M].北京: 中国林业出版社, 22-30.]
ZHU H，1990．Tropical rain forest vegetation in Xishuangbanna[J]. Trop Geo，10(3):233-240 [朱华，1990．西双版纳的热带雨林植被[J]. 热带地理, 10(3):233-240.]
ZHU H，1993．Floristic plant geography on the Dipterocarpaceae forests of Xishuangbanna [J]．Acta Bot Yunnan, (3):233-252．[朱华，1993. 西双版纳龙脑香林植物区系研究[J]. 云南植物研究, (3):233-252].
ZHU H，2000． The study on ecological and biogeography of Dipterocarpaceae tropical rain forest in Xishuangbanna[M]. Kunming: Yunnan Sci Technol Press: 1-245. [朱华，西双版纳龙脑香热带雨林生态学与生物地理学研究[M]．昆明：云南科技出版社，2000：1-245.]
ZHANG XL， ZHOU JH， CAI WT， et al， 2017． Diversity characteristics of plant communities in the arid desert of the Heihe basin under different moisture gradients[J]． Act a Ecol Sin， 37（14）．[张晓龙， 周继华， 蔡文涛， 等， 2017． 水分梯度下黑河流域荒漠植物群落多样性特征[J]．生态学报， 37（14）．
ZHANG JT， 1995．Methods of quantit ative veget ati on ecology[M]． Beijing： China Science Technology Press．[张金屯，1995．植被数量生态学方法[M]．北京：中国科学技术出版社.]